

УДК 576.895.121 : 598.333.3

© 1993

APLOPARAKSIS SCOLOPACIS И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЕГО ЭКОЛОГИИ

С. К. Бондаренко

Подтверждена валидность вида *A. scolopacis*, восстановленная в 1975 г. Корнюшиным. Уточнены детали морфологии копулятивного аппарата, позволившие дифференцировать стробилы двух видов аплопараксисов, объединенные Корнюшиным под названием *A. scolopacis*. Экспериментально изучен жизненный цикл паразита в условиях Литвы. Метацистода — типичная диплоциста яйцевидной формы локализуется под хлорогенной тканью в кишечнике дождевых червей *Eisenia foetida* (Sav.) и *Dendrobaena octaedra* (Sav.). Развитие ее протекает внутри капсулы, формируемой, видимо, хозяином. По характеру постэмбрионального развития приближается к хвостатой диплоцисте, являясь переходной формой от нее к типичной диплоцисте.

Aploparaksis scolopacis описан Ямагути (Yamaguti, 1935) от вальдшнепа — *Scolopax rusticola* (L.) в Японии, но не получил признания и вскоре был сведен Лопец-Нейра (Lopez-Neurga, 1944) в синоним *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869). Эту точку зрения поддержали многие гельминтологи (Спасский, 1963, Спасская, 1966, и др.). Лишь Ямагути (1959) и Уордл и Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) продолжали рассматривать *A. scolopacis* самостоятельным видом. Корнюшин (Kornjuschin, 1975) восстановил статус вида *A. scolopacis* и опубликовал его описание по стробилам от вальдшнепов, добытых на осеннем пролете на побережье Черного моря. Занимаясь цестодами рода *Aploparaksis* Clerc, 1903, мы в основном располагали материалом, полученным от птиц, гнездовой ареал которых лежит значительно севернее, чем у вальдшнепа, поэтому фауна аплопараксисов этого интересного лесного кулика долгое время оставалась нами не изученной. По нашей просьбе Демшин собрал и передал для камеральной обработки коллекцию цестод от 26 экз. вальдшнепов, исследованных им в Приморском крае в период с 1978 по 1983 г. Фауна аплопараксисов оказалась весьма богата видами: по предварительным данным их насчитывается 8. Среди них у 10 вальдшнепов мы обнаружили цестоды, описанные Ямагути под названием *A. scolopacis* (к сожалению, типовый материал автора остался не доступным для изучения). Выяснилось, что в описании Корнюшина приведены сведения и рисунок цирруса иной конфигурации, чем у стробил этого вида из Приморья. Корнюшин передал нам два препарата *A. scolopacis* (вскрытие № 181-3), по которым им было сделано описание, и остатки не обработанных сборов цестод (вскрытия № 181-3 и № 200-5, 1963 г., Черноморский заповедник). В результате исследования мы установили, что стробилы, описанные Корнюшиным, несмотря на значительное сходство морфологии, включая очень своеобразную форму эмбриофоры яиц, следует рассматривать как два самостоятельных вида, один из которых соответствует *A. scolopacis*, а другой мы склонны рассматривать как новый вид (описание его будет опубликовано позже).

В 1983 г. нами начато изучение фауны аплопараксисов вальдшнепов европейской части СССР. В Карелии были вскрыты две птицы, у одной из

них обнаружен *A. scolopacis*. В Литве исследования проводились в 1983—1988 гг. Вскрыто 15 птиц, у 6 из них обнаружены стробилы *A. scolopacis*. Кроме того, в присланных из Британского музея Естественной истории (Лондон) двух препаратов *A. filum* (Goeze, 1782) под № 250—280 от *S. rusticola*, добытого в Англии 27.01.1936, мы также обнаружили стробилы *A. scolopacis*. Крючья на сколексах не сохранились, но хорошо видны характерные циррус и эмбриофоры (не совсем зрелые). Таким образом, *A. scolopacis* распространен весьма широко и, видимо, его ареал совпадает с ареалом дефинитивного хозяина-вальдшнепа.

В экологии паразита существенный интерес представляет его жизненный цикл — круг промежуточных хозяев и постэмбриональное развитие. С этой целью нами в Литве проведена серия экспериментов по изучению жизненного цикла цестод: три из них увенчались успехом. Опыты ставились по обычной методике, в них использовались яйца от одной стробилы, смешанные с почвой, и местные виды дождевых червей. Один эксперимент поставлен 29 апреля 1986, повторно 3 мая в эту же культуру яиц запущена вторая партия червей. Использованы черви: *Nicodrilus roseus* (Sav.), *Eisenia foetida* (Sav.), *Eiseniella tetraedra* (Sav.), *Dendrobaena octaedra* (Sav.). Зараженными оказались только 6 экз. *E. foetida* из второй серии червей. Сформированные метацестоды обнаружены на 46-й день после инвазии, интенсивность заражения 2—7 экз. Второй и третий эксперименты проведены осенью с экземплярами *A. scolopacis* от вальдшнепа, вскрытого 20 октября. Во втором — использованы дождевые черви: *N. roseus* (не заразился), *E. foetida* (заразились 17 экз., интенсивность 14—29 метацестод), *E. tetraedra* (не заразился) и *D. octaedra* (заразились 11 экз., интенсивность 14—40 метацестод). В третьем — *E. foetida* (заразился 1 экз., интенсивность 3 метацестоды) и *D. octaedra* (не заразился). Следовательно, два вида червей — *E. foetida* и *D. octaedra* — в экспериментальных условиях оказались промежуточными хозяевами *A. scolopacis*. Ниже приводим описание ленточной формы, которое, чтобы исключить ошибку, даем по одной стробиле, избрав для этой цели наиболее качественный препарат от вальдшнепа, добытого в Карелии. В скобках промеры экземпляров от вальдшнепов из различных регионов. Промеры даны в мм.

A. scolopacis Yamaguti, 1935 (рис. 1)

О п и с а н и е. Длина стробилы составляет 153 (77—137), максимальная ширина 0.58 (0.63—0.92) в области маточных члеников. Сколекс 0.4×0.26 (0.27—0.42×0.17—0.3). Присоски 0.11—0.12 (0.07—0.13) в диаметре по продольной оси. Хоботок 0.17×0.11 (0.1—0.16×0.084—0.11). От латеральных поверхностей хоботка отходят по два пучка (на вентральной и дорсальной сторонах тела) мощных мышечных волокон, связанных со стенкой хоботкового влагалища и выполняющих функцию ретрактора хоботка. В свою очередь, от дна хоботкового влагалища отходят мышечные волокна, простирающиеся в шейку. Хоботковое влагалище 0.4×0.15 (0.29—0.39×0.08—0.14). Крючьев 10, общая их длина составляет 0.03—0.031 (0.028—0.036). Лезвие массивное и тупое, длиной 0.015 (0.015—0.018), основание с корневым отростком 0.026 (0.023—0.028). Шейка обозначена нечетко, ее размер 0.82×0.098—0.13 (0.52—1.21×0.063—0.16). Стробила состоит из большого числа члеников, у описываемого экземпляра их насчитывается 1255. Экскреторные каналы сдвинуты к центральной оси тела так, что зрительно делят членик на три примерно равные части. Между вентральными стволами изредка наблюдаются поперечные комиссуры, число которых составило 34 (до 75) на всю стробилу.

Семенник один, расположен в центре проглотицы, его размер 0.066—0.82×0.062—0.07 (0.073—0.094×0.053—0.062). В некоторых стробилах, чле-

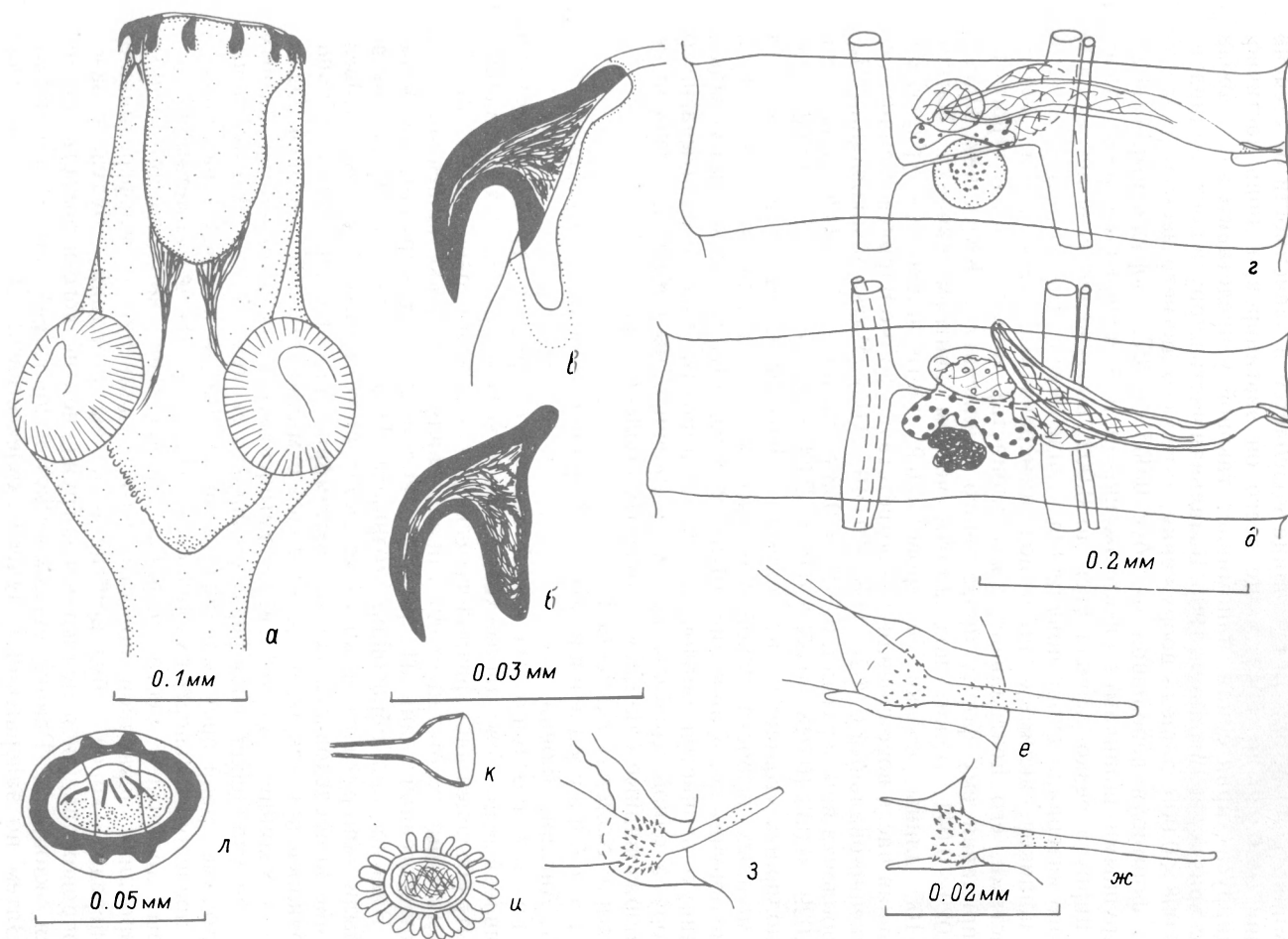


Рис. 1. *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935. Ленточная форма.

а — сколекс; б, в — крючья; г — мужской членик; д — гермафродитный членик; е — з — циррус; у — расположение мышечных пучков по диаметру бурсы цирруса; к — копулятивная часть вагины; л — яйца.

Fig. 1. *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935. The ribbonlike form.

ники которых более сжаты, семенник несколько сдвинут в апоральную сторону. Бурса цирруса $0.213-0.225 \times 0.029$ ($0.147-0.252 \times 0.022-0.033$), в мужских члениках дно ее простирается до апоральных экскреторных сосудов. Стенка бursy снабжена диагонально расположенными мышечными волокнами (на стробиле, лежащей латерально, до 26 мышечных пучков по диаметру бursy цирруса). Наружный семенной пузырек удлиненный, часто загнут на дорсальную сторону, его размер $0.082-0.086 \times 0.037-0.057$ ($0.08-0.168 \times 0.021-0.04$). Внутренний семенной пузырек заполняет всю полость бursy цирруса. Циррус миниатюрный, общая его длина колеблется в зависимости от степени эвагинации от 0.028 до 0.049, чаще всего он эвагинирован лишь частично. Форма цирруса характерная, напоминает таковую у представителей подрода *Tanureria* Spassky et Jurpalova, 1968. Базальная часть цирруса почти цилиндрическая, 0.008×0.005 , лишена вооружения, затем его диаметр несколько увеличивается, формируя небольшой бульбус 0.005×0.007 , вооруженный относительно крупными шипиками, расположенными в 4 поперечных ряда, далее диаметр цирруса резко уменьшается до 0.002, вооружение исчезает и после небольшого интервала вновь появляется в виде очень мелких, редко расположенных шипиков, видимых лишь под иммерсионным объективом. Яичник трехлопастный, его центральная доля (лопасть) может лежать строго по центру, придавая ему форму правильного трилистника. Желточник $0.038-0.055 \times 0.029-0.041$, лежит под анатомическим центром яичника. Вагина $0.075-0.105$ длины, стенки ее проводящей части плохо контурируются, копулятивная часть воронковидная, соответствует форме цирруса. Семяприемник удлинено-овальный $0.062-0.087 \times 0.049-0.057$. Матка мешковидная. Наружная оболочка яиц округлая, $0.049-0.053$ в диаметре. Эмбриофора крупная, $0.045 \times 0.029-0.033$ ($0.043-0.053 \times 0.039-0.046$), весьма своеобразной формы, помимо полярных утолщений, на боковых поверхностях эмбриофоры имеются по два мощных выроста такой же высоты, как и полярные утолщения («подобие обруча» по: Корнюшин, 1975). Эти выросты поддерживают складку, образованную зернистой оболочкой яйца, широким поясом охватывающую эмбриофору. У одной стробилы, помимо одиночных, мы наблюдали небольшие пакеты, образованные слиянием наружных оболочек яиц.

Х о з я и н: *Scolopax rusticola* L.

М е с т а о б н а р у ж е н и я: Литва, Украина, Россия (Приморский край, Карелия), Англия, Япония.

С в е д е н и я п о б и о л о г и и *A. scolopacis* (рис. 2—4). Тот факт, что даже выявленные промежуточные хозяева не во всех экспериментах заразились, может быть объяснен либо физиологическим состоянием червей, либо нежизнеспособными яйцами. Метацисты локализовались в стенке кишечника, под слоем хлорогенной ткани. На рис. 3, б видна капсула, окружающая метацисту. Видимо, она образована хозяином. Изредка ранние стадии метацист были обнаружены в крупных скоплениях клеток в целоме червей. Наблюдение за последовательностью постэмбрионального развития *A. scolopacis* проводилось при вскрытии двух червей с множественной инвазией. Одновременно в хозяине присутствовали метацисты, находящиеся на разных стадиях — от удлинения онкосферы до раннего сколексогенеза. В этом случае указать точные сроки прохождения отдельных стадий не представилось возможным, последовательность их следующая (рис. 2, 3). Вслед за метаморфозом онкосферы, достигшей места обычной локализации, наблюдался ее рост и формирование первичной полости, затем удлинение и дифференциация тела на передний конец — будущий цистосколекс и задний — будущую экзоцисту, сопровождавшаяся медленным погружением первого в полость формирующейся экзоцисты. Ранний сколексогенез и цистогенез протекали параллельно. Затем по завершении позднего сколексогенеза дефинитивный отдел метацисты (сколекс и шейка) инвагинировал в полость эндоцисты и выход-

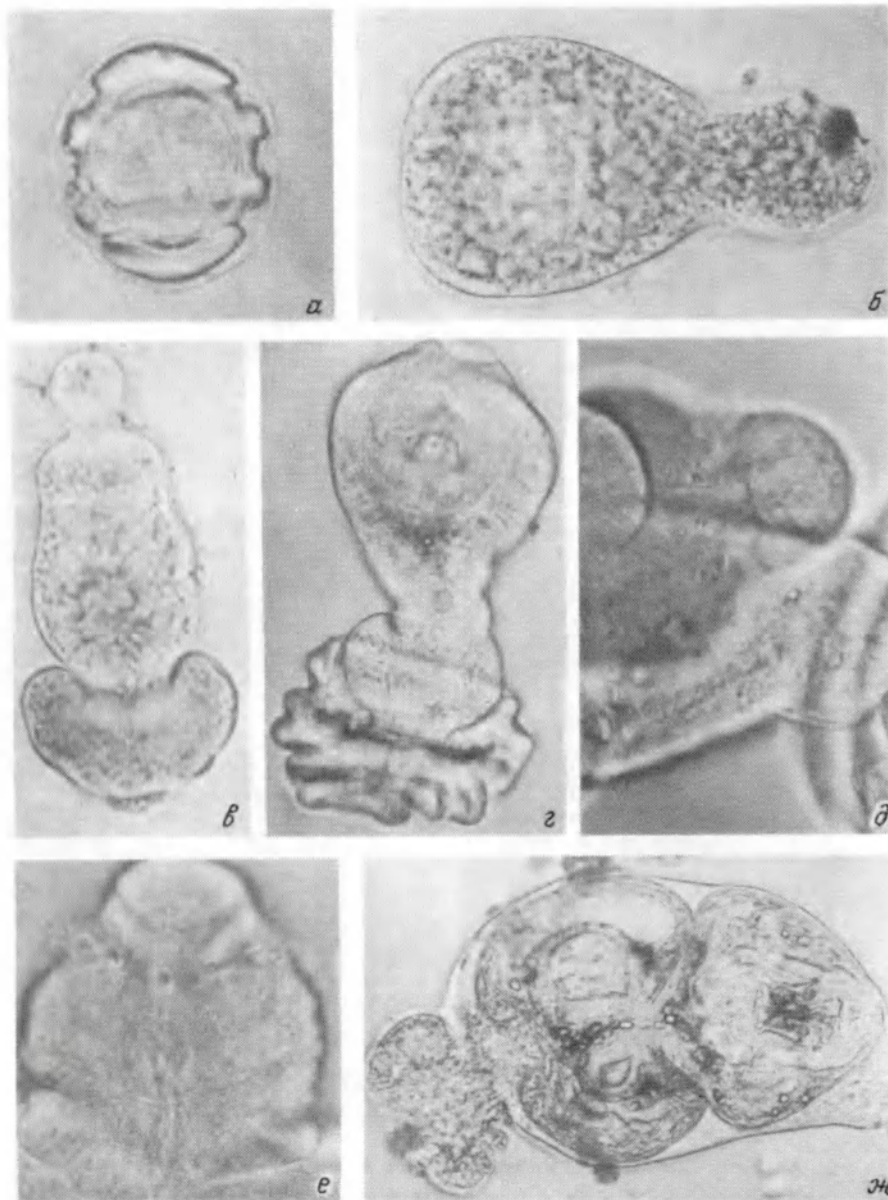


Рис. 2. Постэмбриональное развитие *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935.
 а — эмбриофора; б — удлинение метацестоды; в — дифференциация на передний и задний концы; г — ранний сколексогенез; д, е — формирование лезвий крючьев; ж — инвагинация сколекса и шейки в эндоцисту.

Fig. 2. The postembryonic development of *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935.

ные отверстия эндо- и экзоцист закрывались. Приводим описание сформированной метацестоды.

О п и с а н и е. Экзоциста удлинненно-овальной формы, часто с вытянутым передним концом. У некоторых экземпляров в ее основании имелись складчатые образования, в результате чего диплоциста по форме приближалась к хвостатой диплоцисте с недоразвитым хвостовым отделом, как это имеет место

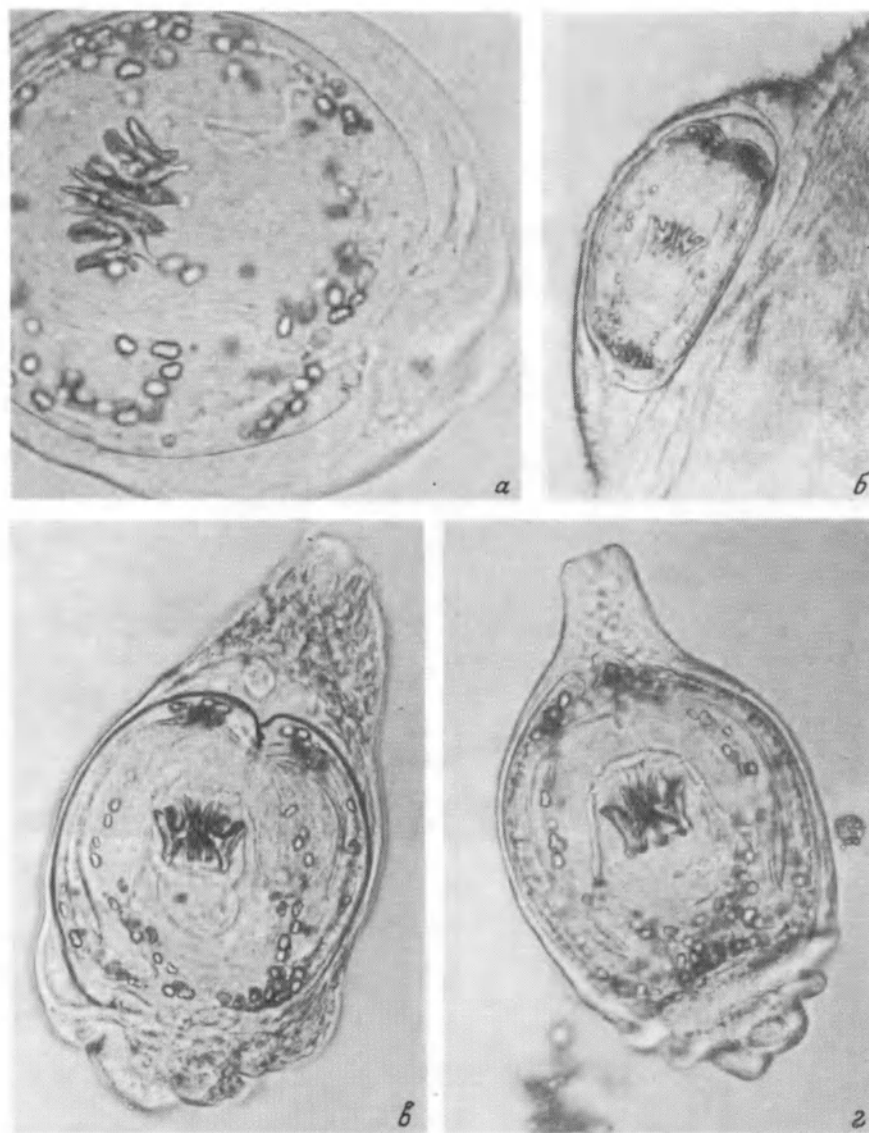


Рис. 3. Постэмбриональное развитие *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935.
 а — расположение экскреторных сосудов в метацестоде; б — сформированная метацестода в стенке кишечника; в — метацестода из *E. foetida*; г — метацестода из *D. octaedra*.

Fig. 3. The postembryonic development of *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935.

у таких видов, как *Aploparaksis occidentalis* Prudhoe et Menger, 1967 и *A. retro-versa* Spassky et Gubanov, 1961 (наши данные). Метацестоды средней величины. При высокой интенсивности инвазии (40 экз.) у *D. octaedra* самая мелкая диплоциста имела размер 0.225×0.139 , а самая крупная — 0.330×0.184 мм. Толщина стенки экзоцисты всего 0.004 — 0.012 мм. Эмбриональные крючья в большинстве случаев локализируются в основании экзоцисты, но иногда бывают рассредоточены по всей ее поверхности, встречаясь даже у выходного отверстия. У многих метацестод отчетливо видны экскреторные сосуды, простирающиеся в ткани экзоцисты, где зачастую образуют сложные

извивы. При извлечении одной метацестоды эндоциста была освобождена от покрывающей ее экзоцисты, но связь между ними не была нарушена и в последней отчетливо были видны 26 работающих пламенных клеток. Эндоциста овальная, размером от 0.127×0.127 до 0.2×0.172 мм. Стенка ее образована характерными для этой модификации цистицеркоида слоями, в сумме составляющие $0.008—0.012$ мм, включая толщину шейки. Сколекс $0.09—0.176 \times 0.082—0.139$ мм, тегумент шейки плотно облегает его. Присоски овальные, их продольный диаметр $0.041—0.066$ мм. Хоботок $0.041—0.078 \times 0.049—0.07$ мм. Крючья массивные, $0.03—0.037$ мм, самая маленькая личинка имела крючья длиной $0.028—0.029$ мм. Лезвия $0.015—0.023$ мм, основания $0.023—0.028$, ширина крючка — 0.018 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализируя характер постэмбрионального развития *A. scolopacis*, мы обнаружили его сходство с описанным ранее у представителя рода *Wardium* Mayhew, 1925 — *W. calumnacantha* (Shmidt, 1963), метацестода которого также классифицируется как типичная диплоциста яйцевидной формы (Бондаренко, Контримавичус, 1978). В отличие от типичных диплоцист, у которых первая инвагинация происходит на ранних стадиях развития, сразу же по

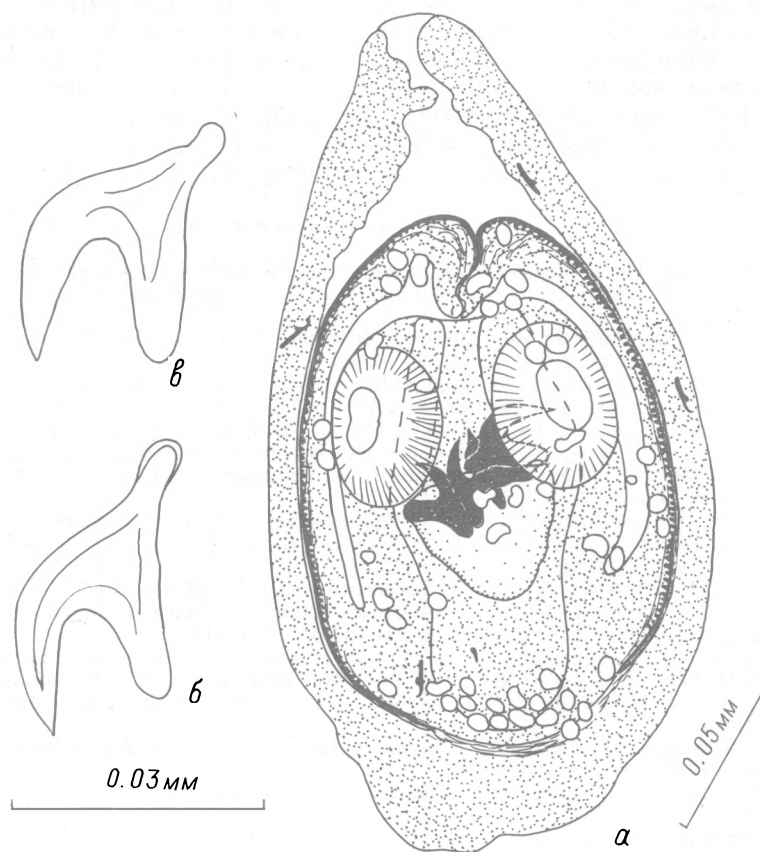


Рис. 4. *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935.

а — метацестода, б, в — крючья хоботка.

завершении дифференциации развивающейся метацестоды на передний и задний отделы и, следовательно, сколексогенез протекает уже под защитой экзоцисты, служащей барьером между дифинитивным отделом метацестоды и средой хозяина, у *A. scolopacis* и *W. calumnacantha* имеет место экзогенный сколексогенез и лишь в конце этой стадии сформированные сколекс и шейка втягиваются в полость сначала экзоцисты, а затем и эндоцисты. Возможно, это результат различной локализации онкосфер в теле промежуточного хозяина. У метацестод, развивающихся в целоме червей, например, у *A. furcigera* (Rud., 1819) и *A. pseudofilum* (Clerc, 1902) (Бондаренко, 1978, 1990) первая инвагинация значительно опережает процесс органогенеза сколекса, обеспечивая защиту дефинитивных отделов от воздействия целомических клеток хозяина на внедрившийся инородный организм. У *A. scolopacis* метацестода развивается в тканях кишечника хозяина, и вокруг внедрившейся онкосферы формируется капсула, по всей видимости, являющаяся продуктом деятельности хозяина. Следовательно, метацестода в процессе дальнейшего развития не подвергается непосредственному воздействию целомических клеток хозяина и не нуждается в защитной функции экзоцисты, в результате мы наблюдаем у этого вида экзогенный сколексогенез и практически совпадающие по времени инвагинации дефинитивного отдела метацестоды в экзо- и эндоцисты. Нам представляется также, что обнаруженные в крупных скоплениях склеенных между собой клеток в целоме червей онкосферы и одна метацестода, значительно отстающая в развитии от локализованных в стенке кишечника, не сами проникли в них, а были захвачены хлорогцитами и удалены из кишечника, чем были лишены возможности нормально развиваться. В этих скоплениях клеток мы обнаружили неподвижных личинок нематод и многочисленные щетинки из покровов червя. Аналогичное явление описано нами и у *A. australis* Johnston, 1911 (Бондаренко, 1989). Большой диаметр этих образований позволяет предположить, что они не могут быть удалены из полости тела хозяина, возможно, в дальнейшем они резорбируют.

Список литературы

- Бондаренко С. К. Постэмбриональное развитие цестод *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) с цистицеркоидом типа диплоцисты // Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 4. С. 345—348.
- Бондаренко С. К. *Aploparaksis australis* Johnston, 1911 и его жизненный цикл // Acta parasitol. Lituanica. 1989. Vol. 23. P. 99—114.
- Бондаренко С. К. *Aploparaksis pseudofilum* (Clerc, 1902) non Gasowska, 1931 и его постэмбриональное развитие // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 6. С. 509—517.
- Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. (Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L.). Life-cycle of the cestode *Wardium calumnacantha* (Schmidt, 1963) comb. n. (Hymenolepididae) from common snipe, *Gallinago gallinago* (L.) // Folia parasitol. 1978. Vol. 25, N 1. P. 35—39.
- Корнюшин В. В. (Kornjusin V. V.). Redescription of *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935 (Cestoda, Hymenolepididae) from *Scolopax rusticola* L. in Ukraine // Acta parasitol. Polon. 1975. Vol. 23, fasc. 14. P. 207—212.
- Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 1966. 698 с.
- Спасский А. А. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. Ч. 1. Основы цестодологии Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 417 с.
- Lopez-Neuza C. R. Compendio de Helmintologia Iberica (continuacion). Parte II cap. III (Family Hymenolepididae) // Rev. Iber. Parasitol. 1944. Vol. 4, N 4. P. 403—491.
- Wardle R. A., McLeod I. A. The zoology of tapeworms. Minneapolis: Minnesota Press. 1952. 780 p.
- Yamaguti S. Studies on the helminth fauna of Japan. Pt. 6. Cestodes of birds // J. I. Zool. 1935. Vol. 6, N 2. P. 183—232, f. 37.
- Yamaguti S. Systema helminthum II. The cestodes of vertebrates. N. Y.; London, 1959. 860 p.

Институт экологии и паразитологии,
Литва

Поступила 26.02.1992

APLOPARAKSIS SCOLOPACIS AND SOME QUESTIONS OF ITS ECOLOGY

S. K. Bondarenko

Key words: Hymenolepididae, *Aploparaksis scolopacis*, life cycle, diplocyst.

S U M M A R Y

The helminth materials from the woodcock *Scolopax rusticola* (L.) captured in the Lithuania, Karelia, and Russian Far East and also museum materials were examined. This study has confirmed the validity of the species *Aploparaksis scolopacis* Yamaguti, 1935, formerly reestablished to the species rank by Korniyushin (1975). The life cycle of this species was studied in Lithuania. The intermedial hosts were two earthworm species: *Eisenia foetida* and *Dendrobaena octaedra*. The metacystod instar is typical diplocyst with a form as egg. Diplocyst developed inside the cap formed by the tissue of the host and it was located in the wall of intestine under the chloragogenic tissue. The type of postembryonic development is intermedial between ones of tailed diplocyst and typical diplocyst.